植物分类学报 31(4): 318—328(1993)
Acta Phytotaxonomica Sinica

紫草科微孔草属及其近缘属花粉形态的研究*

宁建长　席以珍　张玉龙
(中国科学院植物研究所，北京，100093)

A STUDY ON POLLEN MORPHOLOGY OF *MICROULA* BENTH. AND ALLIED GENERA (BORAGINACEAE)

NING JIAN-CHANG　XI YI-ZHEN　ZHANG YU-LONG
(*Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100093)

Abstract Pollen grains of 16 species of *Microula* Benth. and six species of three related genera were examined under LM and SEM, and four of them also under TEM. Pollen grains of *Microula* and three related genera are dumb-bell-shaped, 3-colporate apertures alternate with three pseudocolpi. Pollen grains are very small, ranging from 12.18 × 7.13 μm to 6.36 × 3.66μm. In general, colpi with os are wider and shorter, rhomboid, but sometimes they are equal to pseudocolpi in length. Colpus margins are regularly or irregularly tooth-like. The surface of colpi is psilate or processed. Ora are circular or lalongated in outline, protruded or not; surface of os membrane is smooth or scabrid. The exine is usually indistinctly layered under LM. The exine surface is psilate, and more or less perforate. TEM examination shows that the pollen wall is differentiated into exine and intine: the exine includes ectexine and endexine, while the ectexine consists of tectum, columellae and foot-layer. However, there are differences in constriction of equatorial area, apertural characters, ornamentation and exinous ultrastructure between these genera. Pollen morphology indicates that the genus *Microula* Benth. is primitive, directly related to the genus *Actinocarya* Benth.; the genus *Asperugo* L. Is more advanced. The genus *Eritrichium* Schrad. which has two ora or one os and is anisopolar, represents the most advanced group among them. Noteworthily, the diorate phenomenon is found for the first time not only in the genus but in the family Boraginaceae.

Key words *Microula* Benth.; Pollen morphology; Ultrastructure; Phylogeny

---

国家自然科学基金和中国科学院特别支持费资助课题。
* 王文采教授提供分类资料，作者表示感谢。
1991-01-16 收稿。

摘要　本文用光学显微镜和扫描电镜观察了微孔草属(*Microula* Benth.)6 组 16 种及其相关的 3 属 6 种植物的花粉，并对微孔草属 2 种和齿缘草属(*Eritrichium* Schrad.)2 种花粉做了花粉壁超微结构的研究。微孔草属及其相关的 3 属花粉为哑铃形，花粉体积很小，最大的为 12.18 × 7.13 μm，最小的只有 6.36 × 3.66 μm，具相间排列的三孔沟和三假沟。但它们在赤道部位的缢缩程度、萌发孔特征、表面纹饰及超微结构有明显的不同。从花粉形态看，微孔草属较原始，且与锚刺果属(*Actinocarya* Benth.)有较密切的关系；齿缘草属具双内孔或单内孔且为异极，为进化类型。

关键词　微孔草属；花粉形态；超微结构；亲缘关系

微孔草属包括29 种，我国均有分布，其中 25 种为我国特有种。微孔草属以其雌蕊基部近平或低金字塔形、小坚果背腹稍扁、常有小瘤状突起、一般具背孔等特征与齿缘草族中其它属相区别(王文采 1980; 王文采等 1989)。在亲缘关系上微孔草属与本族糙草属 *Asperugo* L.，*Plagiobothrys* Fisch. et Mey 及齿缘草属 *Eritrichium* Schrad. 比较密切，但后面几个属分别在花萼、雌蕊基部和小坚果的形态上与微孔草属有很大的不同(王文采，1980)。王文采(1980)将微孔草属分成 6 个组，其中以微孔草组 Sect. Schistocaryum 为原始类群，其它 5 个组都来源于微孔草组。

关于齿缘草族中某些属的花粉形态已有一些报道(中国科学院植物研究所形态室孢粉组，1960；Erdtman 1952，1969；Clarke 1977；Gupta 1971；Sahay 1979)，但微孔草属报道很少，仅 Sahay (1979)报道了微孔草属两种的花粉形态。本文通过光学显微镜和扫描电镜对微孔草属 6 组 16 种及其相关 3 个属 6 个代表种的花粉进行了研究，并且对微孔草属 2 种及齿缘草属 2 种做了花粉壁超微结构观察，试图为本属分类和系统位置的确立提供孢粉学证据；同时，也希望通过本文的研究能引起孢粉鉴定工作者对紫草科花粉的注意，因为本科花粉体积很小，最小的还不到 5μm，故常被一些大的花粉所掩盖，很容易被忽视。

材 料 和 方 法

观察材料采自中国科学院兰州沙漠研究所、中国科学院新疆生物土壤所、中国科学院西北高原生物研究所和中国科学院植物研究所标本室或馆所藏腊叶标本。用于光学显微镜观察的样品用Erdtman (1952) 的醋酸酐分解法处理、甘油胶封片。每种花粉测量20粒，取其平均值，并以其最小到最大值作为变异幅度。由于花粉粒为哑铃形，所以在赤道面测量时，取其最宽部位(此部位不一定正好是赤道轴)。扫描电镜样品的制备方法是，将干花粉直接洒在透明双面胶纸上，然后喷金、观察和照相。透射电镜制样，是将材料经戊二醛 - 锇酸双重固定，再脱水，渗透，包埋，聚合，修块，切片，最后用醋酸双氧铀和柠檬酸铅双重染色，干燥，观察和照相。

观 察 结 果

本文涉及的几个属的花粉粒在赤道部位都具不同程度的缢缩，缢缩程度是

区别属种的特征之一，为了表示每种花粉缢缩的强度，我们以缢缩部位的长度与两极最宽部位长度之比来表示，二者比值越大，则表明缢缩程度越小；反之，缢缩越强烈。花粉缢缩部位与两极膨大部位的位置见图1。

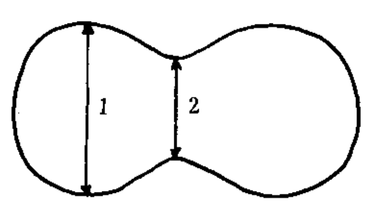


图1　花粉粒　1. 最宽部位轴长；　2. 缢缩部位轴长。

Fig.1　Pollen grain　1. length in the widest; 2. length in the constriction.

1. 微孔草属 *Microula* Benth. 图版1; 图版2; 图版3; 图版4:23 — 27; 图版6:37 — 45, 48 — 51, 56

观察了本属6组16种。花粉粒为哑铃形，赤道区一般强烈缢缩，缢缩强度为0.44 — 0.94，通常为0.6 — 0.7，极面观为六边形、圆角三角形或近圆形。大小为(6.36 — 10.44)×(3.48 — 6.09)μm。具相间排列的三孔沟和三假沟，沟宽而短，呈梭形或菱形；假沟窄而长，假沟一般长于沟，个别几等长；沟的边缘加厚，颗粒沿沟边缘排列，沟边不平，呈整齐或不整齐的齿牙状；沟膜表面光滑或具密集的疣状纹饰，个别种粗糙；内孔横长或圆形，孔膜升高或不升高，表面具或多或少的颗粒。外壁薄，层次模糊，表面光滑，具密集或稀疏的孔穴。超薄切片(图版6:44，45，50，51)表明，微孔草属的花粉壁可明显地分成外壁和内壁。外壁由外壁外层和外壁内层组成；外壁外层包括覆盖层、柱状层和基层。覆盖层在两极为半覆盖层或覆盖层具穿孔，其它部位为完全覆盖层；柱状层与覆盖层等厚，小柱很短，且排列稀疏；基层与柱状层等厚；外壁内层约为基层一半厚，但在萌发孔区强烈加厚，上、下表面均平滑；内壁极薄，在横切面上仅呈一白线。

(1) 微孔草 *Microula sikkimensis* (Clarke) Hemsl. 图版1:1；图版6:42 — 45

花粉粒在赤道部位缢缩强烈，缢缩部位与最宽部位之比为0.63，极面观为钝三角形。大小为(6.96 — 8.70) 7.75×4.59 (4.35 — 5.22)μm。P/E比为1.69。三沟较短而宽，长菱形，其长度约为2.47μm，宽约1.29μm，具整齐的齿牙状边缘，沟膜近光滑；内孔圆形或稍纵长，不升高；假沟长而细窄，长约4.24μm，边缘特征与沟相同。外壁薄，厚约0.5μm，层次模糊，表面平滑，两极和靠近两极的外壁具密集的小穴或穿孔，形状为圆形或不规则，靠近赤道部位穿孔少而不明显。透射电镜照片(图版6:44，45)显示：外面颜色浅的外壁外层明显厚于里面颜色深的外壁内层，外壁外层的层次较为模糊，由于柱状层很窄，小柱短而粗，所以显得柱状层很不明显，覆盖层与基层几乎紧贴；外壁内层明显而清晰，在沟间区很薄，在萌发孔区强烈加厚；内壁极薄。

(2) 卵叶微孔草 *M. ovalifolia* (Bur. et Franch.) Johnst. 图版1:2，8；图版6:56

花粉缢缩部位与最宽部位之比为0.74，极面观为圆形或三角圆形。大小为(8.70 — 9.57) 8.87×5.26(5.22 — 6.09)μm。极轴与赤道轴之比为1.69。三沟与三假沟几乎等长，沟长4.1μm，沟膜光滑；内孔近圆形，孔膜上具颗粒；假沟细窄，长度约为4.42μm，齿牙状的边缘较明显而整齐。外壁厚度约0.5μm、表面近光滑，仅在两极外壁具穿孔，而且不如上种(*M. sikkimensis*)明显。

(3) 甘青微孔草 *M. pseudotrichocarpa* W. T. Wang 图版1:3—4，7；图版6：37，38

花粉粒在赤道部位缢缩强烈，缢缩部位与最宽部位之比值为 0.70，极面观为三角形或近圆形。大小为(7.83—8.70)8.61×4.96(4.35—5.22)μm。极轴与赤道轴之比为1.74。三沟短而宽，近菱形，比假沟短得多，沟长度约为3.23μm，宽度约为1.23μm，沟边缘的齿牙状不整齐，沟膜明显，具微弱的颗粒；内孔大，横长，孔膜上具不明显的颗粒。外壁厚度约为0.5μm，层次模糊，两极具密的小穿孔，两极附近区域具少而分布极不均匀的小穿孔，赤道部位基本上不具穿孔。

(4) 木里微孔草 *M. muliensis* W. T. Wang 图版1:5

花粉粒赤道部位缢缩，缢缩部位与花粉最宽部位之比为0.78—0.94；极面观为六边形。大小为(6.27—6.82) 6.51×3.75 (3.64—4.09)μm。P/E 比为1.74。沟短而宽，呈菱形，长为2.73μm，宽为1.33μm，沟边缘呈齿牙状，沟膜表面光滑；内孔横长，表面具少许小瘤；假沟长为4.09μm，边缘呈齿牙状。外壁表面光滑，两极穴状纹饰。

(5) 鹤庆微孔草 *M. myosotidea* (Franch.) Johnst. 图版1:6，9

花粉粒赤道部位缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.72—0.77；极面观为圆形。大小为(6.86—7.77) 7.27×3.92(3.73—4.09)μm。P/E 比为1.85。具内孔的沟短而宽，呈梭形，长为3μm，宽为0.88μm，边缘呈不整齐的齿牙状，沟膜表面光滑；内孔圆形，孔膜升高，表面具瘤状纹饰；假沟长为4.25μm，边缘具齿牙状纹饰。外壁表面在赤道区域光滑，靠近两极具较稀穿孔，两极具密集穿孔。

(6) 巴塘微孔草 *M. ciliaris* (Bur. et Franch.) Johnst. 图版2:10，11

花粉粒在赤道部位强烈缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.65—0.75；极面观为六边形。大小为(6.27—6.41) 6.36×3.66 (3.64—3.82)μm。P/E 比为1.74。沟短而宽，似梭形，边缘具不整齐的齿牙状，在沟两端不呈齿牙状，沟膜平滑；内孔横长，孔膜平坦，表面具少许瘤；假沟长约4.71μm，边缘具齿牙状。外壁表面在赤道部位光滑，靠近两极具大小不等的穴状纹饰，两极具密集穴状纹饰。

(7) 小微孔草 *M. younghusbandii* Duthie 图版2:12，13

花粉的赤道部位强烈缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.44—0.72，极面观六边形。大小为(6.82—7.95)7.28×3.86(3.64—4.09)μm。P/E 比为1.89。沟较短而宽，呈棱形，长为3.35μm，宽为1.16μm，沟边缘为不规则的齿牙状，沟膜表面光滑；内孔稍纵长，孔膜稍升高，表面具密集的疣状纹饰，在其上又连成粗大块状；假沟长6.90μm，边缘呈较疏的齿牙状。两极外壁具不明显的穴状。

(8) 长圆微孔草 *M. oblongifolia* Hand.-Mazz. 图版 2:14，15

花粉粒稍微缢缩，缢缩部位与最宽部位比为0.78—0.91，极面观圆角三角形。大小为(6.91—8.09)7.38×3.98 (3.64—4.32)μm。P/E 比为1.85。沟宽而短，呈梭形，长为3.79μm，宽为1.38μm，边缘呈齿牙状，两端的齿牙状纹饰不明显，沟膜表面具密集微颗粒状纹饰；内孔横长，孔膜强烈升高，表面具少许瘤状纹饰；假沟长为5.75μm，边缘具齿牙状纹饰，假沟膜表面亦具微颗粒。在两极外表面具大小不

等的小穴，靠近两极较稀，赤道部位光滑。

(9) 疏散微孔草 *M. diffusa* (Maxim.) Johnst. 图版3:16

花粉粒赤道部位稍缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.72，极面观为三角圆形。大小为(8.70—10.40) 9.06×5.09 (4.35—5.22) μm。P/E比为1.78。三沟与三假沟几等长，沟长约4.42 μm；假沟长4.61 μm，沟边缘呈不明显的齿牙状，假沟边缘的齿牙状明显而宽，沟膜上具极稀的小颗粒。花粉两极区外壁具不明显的小穿孔，其余部位光滑。

(10) 多花微孔草 *M. floribunda* W. T. Wang 图版3:17, 19, 20

花粉粒缢缩部位与最宽部位之比为0.58—0.59，极面观圆角三角形。大小为(8.18—9.55)8.83×4.44 (3.86—5.00)μm。P/E之比为1.99。沟宽，呈长菱形，边缘具不整齐齿牙状，沟膜光滑；内孔横长，孔膜平坦，表面具少许极模糊的疣；假沟长7.01 μm，边缘呈不整齐的齿牙状。两极外壁具密的穿孔，其余部位光滑。

(11) 长筒微孔草 *M. longituba* W. T. Wang 图版3:18

花粉粒缢缩部位与最宽部位之比为0.55—0.73，极面观圆角三角形。大小为(6.82—8.64)7.73×5.10 (4.09—5.00) μm。沟长为3.45 μm，宽约0.92 μm；假沟长7.13 μm，沟边缘纹饰不明显，沟膜表面粗糙，在赤道部位有一环状薄壁区；内孔圆形，孔膜平坦，表面平滑。外壁表面光滑。

(12) 长果微孔草 *M. turbinata* W. T. Wang 图版3:21, 22

花粉粒在赤道部位缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.63—0.76，极面观圆角三角形。大小为(6.63—7.18)6.57×3.67(3.64—3.86)μm。P/E比为1.79。沟宽而短，呈菱形，边缘具不整齐的齿牙状纹饰，沟膜表面具密集的微颗粒状纹饰；内孔横长，孔膜平坦，表面具少许小瘤；假沟长为4.25 μm，边缘具齿牙状纹饰。两极外壁表面具不明显的小穴，小穴融合形成长条形小沟，其它部位则光滑。

(13) 宽苞微孔草 *M. tangutica* Maxim 图版4:23, 24；图版6:39, 40

花粉粒赤道稍微缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.76，极面观为三角圆形。大小为(8.70—9.57)8.80×6.26(5.22—7.30) μm。三沟和三假沟均较短，二者几等长，沟长约为3.07 μm；假沟长3.26 μm，沟很窄，呈缝状，沟两端逐渐愈合，边缘不明显；内孔圆形或菱形，孔膜升高；假沟较宽，沟膜表面具模糊的颗粒。外壁两极具小穿孔，分布极不均匀。

(14) 西藏微孔草 *M. tibetica* Benth. 图版4:25；图版6:41

花粉粒赤道部位强烈缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.57，极面观近圆形。大小为(7.83—8.70)8.05×4.44 (4.35—5.22)μm。P/E之比为1.81。三沟和三假沟都比较特殊，沟和假沟在赤道两端的延伸不等长，即偏向一极，而另一极的沟相对短些，沟全长2.64 μm，一端为1.76 μm，而另一端只有0.88 μm长；假沟全长3.52 μm，一端2.35 μm长，另一端长1.17 μm，因此两极的沟界极区亦不相等，异极，沟和假沟边缘的齿牙状纹饰不整齐，沟膜光滑；内孔近圆形，稍微升高，孔膜表面具小瘤。外壁厚度约为0.5 μm，两极表面具极不规则、大小不等的孔穴。

(15) 无孔微孔草 *M. efoveolata* W. T. Wang 图版4:27

花粉粒赤道部位缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.66，极面观近圆形。大小为(7.83 — 8.70)8.66×4.74(4.35 — 5.22)μm。P/E之比为1.82。沟为长菱形，长约4.03μm，宽约1.34μm，沟边缘呈齿牙状，但两端较稀，沟膜表面光滑；内孔横长或近圆形，轮廓不明显，表面具少许小瘤；假沟较长，为5.70μm长，边缘的齿牙状纹饰较稀。外壁表面只在两极具稀且不均匀的小穿孔，其它部位无穿孔或只有零星小穿孔。

(16) 长叶微孔草 *M. trichocarpa* (Maxim.) Johnst. 图版 4:26；图版 6:48 — 51

花粉粒赤道部位强烈缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.54，极面观为钝三角形或三角圆形。大小为(6.96 — 8.70)8.30×4.95(3.48 — 5.22)μm。P/E之比为1.68。三沟比三假沟短很多，沟的两端不尖，长2.58μm，宽1.05μm；内孔纵长或近圆形，孔膜表面具稀少的小瘤；假沟长约5.29μm，齿牙状的边缘窄，只有在沟边上才具有颗粒，沟膜上有极模糊的小颗粒。外壁厚，表面具小穿孔或小穴，其形状为圆形或不规则，呈小沟状，两极区部位十分稠密，并向沟的两端延续，沟与假沟之间的区域几乎无穿孔。超薄切片(图版6:50，51)显示出较微孔草(M. sikkimensis)的外壁结构明显，柱状层很窄，但能区分出覆盖层和基层，内层很薄。

2. 齿缘草属 *Eritrichium* Schrad. 图版5；图版6:46，47，52，53，57 — 61

选取本属4个代表种观察。花粉粒为哑铃形，赤道区强烈缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.58 — 0.91，极面观为六边形、圆角三角形或近圆形。大小为(10.22 — 12.18)×(6.53 — 7.48)μm。具相间排列的三孔沟和三假沟，沟与假沟几等长，每沟具2个内孔或1个内孔。若为前者，则两个内孔对称地位于赤道两侧；若为单内孔，则花粉为异极，内孔靠近一极而远离另一极。沟膜及沟边缘均具粗颗粒，沟边不平，呈齿牙状；内孔呈椭圆形，孔膜升高或否，表面具密的瘤状纹饰；假沟呈缝状，边缘平滑，不具任何纹饰或纹饰不明显。外壁内层厚于外壁外层或两者等厚；外壁表面光滑，具极稀疏的小穿孔。在透射电镜下(图版6，47，52，53)，花粉壁可明显地分成外壁和内壁。外壁由外壁外层和外壁内层组成。外壁外层包括覆盖层、柱状层和基层，覆盖层与基层等厚，厚于柱状层，覆盖层为完全覆盖层，柱状层的小柱粗短，排列密，外壁内层在萌发孔区强烈加厚；内壁在萌发孔区稍微加厚且明显可见，而在沟间区则极薄。

(1) 石生齿缘草 *Eritrichium rupestre* (Pall.)Bge. 图版5:52；图版6:52，53，58，59

花粉赤道部位缢缩，缢缩部位与最宽处之比为0.66，极面观为三角形。大小为(10.00 — 13.00)12.2×7.13(6.96 — 8.70)μm。P/E比为1.71。三孔沟与三假沟等长，二者长度为8.65μm，沟比假沟略宽，沟膜上具颗粒，沟边缘具数量不等的颗粒，沟内具双内孔，对称地位于赤道两边；内孔椭圆形，孔膜上具多而密的颗粒，假沟边缘具稀的颗粒。外壁厚度约0.5μm，两极外壁具稀而细的小穿孔，其余部位外壁表面光滑。

(2) 灰毛齿缘草 *E. canum* (Benth.)Kitamura 图版5:31；图版6:57，60

花粉粒等极或异极，赤道部位强烈缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.58，极面观为圆角三角形；大小为(9.57— 10.40)10.22×6.79 (6.09— 6.96)μm。P/E之比为1.50。三沟与三假沟等长，长度均为8.84μm，沟膜表面具明显的颗粒，沟边缘具不明显的齿牙状纹饰；假沟窄，呈缝状，两条假沟边几乎融合，无齿牙状的边缘；每沟具二个内孔，有时只具一个内孔。具一个内孔的花粉，三个内孔在三条沟内是不对称排列的，即一条沟中的内孔偏于一极，而另两条沟中的内孔偏于另一极。内孔一般横长或近圆形。外壁厚度约为0.5μm，表面光滑，在两极或靠近两极具极稀的小穿孔。

(3) 钝叶齿缘草 *E. incanum* (Trucz.)DC. 图版5:33，34

花粉粒在赤道部位稍缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.65— 0.73，极面观为三角形。大小为(8.18— 9.55)8.79×5.14(5.00— 5.45)μm，P/E比为1.77。三沟与三假沟不整齐；假沟边缘具稀疏的小突起；每沟具双内孔，内孔对称地位于赤道两边，孔膜稍升高，表面具密集瘤状纹饰。外壁表面近光滑。

(4) 针刺齿缘草 *E. aciculare* Lian et J. Q. Wang 图版5:35，36

花粉粒等极或异极，稍缢缩，缢缩部位与最宽部位之比为0.83— 0.91，极面观圆形。大小为(8.64— 9.09)8.77×5.45(5.00— 5.91)μm。P/E之比为1.61。沟与假几等长，沟长约6.5μm；假沟长约6.8μm；每沟具双内孔或单内孔，具单内孔的，三个内孔呈不对称排列，即一条沟的内孔偏于一极，另外二条沟内的内孔偏于另一极，孔膜升高，表面具瘤状纹饰；沟边缘具数量不等的瘤，假沟边缘呈齿牙状，沟膜表面具疣状纹饰。外壁厚度约为0.5μm，表面具模糊的沟穴状纹饰，两极光滑。

3. 锚刺果属 *Actiocarya* Penth. 图版4:29，30；图版6:54，55

仅锚刺果一种(*A. tibetica* Benth.)。其花粉粒为等极或亚等极，缢缩部位与最宽部位之比为0.82。大小为(6.96— 8.70)7.80×4.65(4.35— 5.22)μm。P/E之比为1.68。三沟短，三假沟相当长，沟和假沟有时不对称，即沟的一端向花粉的一极延伸的长，而另一端延伸的较短，因而两极的沟界极区是不等的。沟长约1.88μm，宽约1.41μm；假沟长5.06μm，沟和假沟边缘具较稀的刺状突起，突起排列不规则；内孔圆形，孔膜明显升高，表面光滑。外壁层次模糊，两极外壁表面具小穴状纹饰，小穴排列稀且不均匀。

4. 糙草属 *Asperugo* L. 图版4:28

糙草 *A. procumbens* L. 的花粉粒也为哑铃形，但赤道区缢缩强烈或不强烈，缢缩部位与最宽处之比为0.86。三沟与三假沟相间排列；沟宽，呈梭形，比假沟稍短，沟膜光滑，边缘具少许钝刺，且排列不整齐；假沟细窄且稍长，边缘具排列不规则的粗颗粒状突起；内孔圆形，孔膜升高，表面具瘤状或钝刺状纹饰。外壁表面光滑。

讨 论 与 结 论

1. 微孔草属各组的花粉形态

植物分类学家将本属植物划分为6个组，根据我们对其6组16个代表种的花粉形态研究表明各组之间花粉类型比较一致，但在萌发孔的构形和特征方面在组间的区别是

明显的，但微孔草组比较特殊，萌发孔形态复杂，它包括了其它五组的特征。例如，第一组微孔草组 Sect. Schistocaryum 花粉的沟一般较长，形状为梭形或长菱形，通常短于假沟；但有少数种的沟短，为假沟长度的二分之一，形状为菱形；也有个别种的沟与假沟等长；还有个别种花粉为亚等极，沟和假沟略偏于一极。第二组，宽苞微孔草组 Sect. Macroula 花粉的沟较短，细窄，呈缝状，假沟比较宽，内孔明显，孔膜升高，突出于轮廓(图版 4:23，24)。第三组，长筒微孔草组 Sect. Dipterygocarpa 花粉的沟一般较长，为梭形或长菱形，有个别种的沟与假沟等长(图版 3:16 — 20)。第四组，长果微孔草组 Sect. Dolichocarpa 花粉的萌发孔较特殊，它的沟很短，为假沟长度的二分之一，形状为菱形，沟膜上具密的颗粒(图版 3:21，22)。第五组，西藏微孔草组 Sect. Microula 花粉粒为亚等极，沟和假沟排列不对称，略偏于一极(图版 4:25)。第六组，长叶微孔草组 Sect. Omphalocarpa 花粉的沟呈梭形，为假沟长度的二分之一，赤道部位强烈缢缩，两极外壁具密的穿孔(图版 4:26)。

上述表明微孔草属的花粉形态为属下组的分类提供了重要的依据。同时，表明了微孔草组花粉萌发孔特征变异较大，它包括了其它各组的特征，例如该组的木里微孔草 *M. muliensis*(图版1:5)与长果微孔草组(图版 3:21)花粉十分相似，它们的沟均短，为假沟的 1/2 长，形状为菱形。又如微孔草组的微孔草 *M. sikkimensis*(图版 1:1)与长叶微孔草组(图版 4:26)的花粉无论在萌发孔特征或外壁纹饰上都较相似，等等。这些相似性表明了微孔草属的其它 5 组与微孔草组的联系十分密切。从而为王文采(1980)提出的微孔草组是微孔草属中最原始的组、其它 5 组起源于微孔草组的论断提供了佐证。

2. 微孔草属与近缘属的花粉形态比较

微孔草属及其近缘属，在花粉形态上具有明显的相似性，如具哑铃形、赤道部位缢缩、萌发孔均为三孔沟和三假沟，等等。这与它们的雌蕊基为柱状或金字塔状、小坚果 4 枚、其着生部位在小坚果腹面下部或中部等突出特征相吻合，因而被置于同一族中。

下面着重就微孔草属与近缘属的花粉特征进行比较。

与糙草属的比较。 Bentham (1876)在建立微孔草属时认为，“本属在一定情况下接近糙草属，但在体态、花萼及小坚果等方面不同”(王文采，1980)。糙草属花萼在果期稍增大，萼片等大及雌蕊基低金字塔状或近平而有明显的区别。花粉形态上同样有明显不同。微孔草属一般缢缩得更为强烈，糙草属次之；微孔草属的孔膜不升高或稍升高，糙草属的孔膜强烈升高，表面具明显瘤状或钝刺状纹饰；微孔草属花粉的沟边缘呈齿牙状，而糙草属的沟边缘具排列不整齐的钝刺状纹饰；微孔草属花粉的外壁表面具疏密不同的孔穴，糙草属花粉表面无纹饰。

与齿缘草属的比较。 微孔草属与齿缘草属花粉在内孔和柱状层特征上有着明显的不同。在齿缘草属花粉中，最为独特的特征是，在沟中具对称排列的双内孔或不对称排列而偏于一极的单内孔，这与只有一个位于赤道上的内孔的微孔草有本质区别。在超微结构上，齿缘草属花粉的小柱较粗，排列较密，而微孔草属的小柱较小，排列较疏；另外，微孔草属的覆盖层、基层与柱状层等厚，而在齿缘草属中，覆盖层和基层厚于柱状层；齿缘草属花粉的内壁在萌发孔处微加厚且明显可见，而微孔草属则否(图版

6:44 — 47，50 — 53）。

与锚刺果属的比较。 锚刺果属花粉的沟一般短而宽、呈菱形、假沟窄而长、沟边缘不平，仅在两极外壁表面具小穴等。这些特征与微孔草属的某些类群比较相似。它们的两极外壁表面具多而密的穿孔或小穴，以及两类群的内孔在形状和突出的高度等也都十分相似。这表明了锚刺果属与微孔草属之间具有密切的亲缘关系（图版 1:1 和图版 4:24，26，29）。

Gray（1884）认为微孔草属与产于北美的 *Plagiobothrys* 很接近。作者由于未收集到 *Plagiobothrys* 的花粉材料而未对其进行研究，但根据 Sahay (1979)观察，*Plagiobothrys* 的花粉为哑铃形、长球形且两极膨大，等极或异极，大小为(5.00－9.50)×(2.00—6.00)μm，具三孔沟，或三孔沟与三假沟交错相间排列，纹饰模糊或具不明显的小颗粒或穿孔。Sahay 认为 *Plagiobothrys* 与 *Cryptantha* 和 *Oreocarya* 有密切关系，因为它们具有三孔沟或三孔沟和三假沟或两者兼有。如何从花粉形态上论述 *Plagiobothrys* 与 *Microula* 的关系，有待进一步观察和研究。

本文花粉形态特征研究结果，支持了王文采先生(1980)关于微孔草组在该属内是相对原始的类群及其它 5 个组来源于微孔草组的观点。

从花粉形态上看，微孔草属处于较原始的系统位置，齿缘草属具进化的花粉形态特征，锚刺果属与微孔草属有直接的关系，但前者比后者稍进化，糙草属更为进化。因为在微孔草属内，花粉形态的变化比较大，如：孔膜的升高程度不一样，平坦、稍升高或显著升高，孔膜表面光滑或具纹饰；沟对称或否，沟膜表面光滑或具疣状纹饰，沟边缘具整齐或不整齐的齿牙状纹饰；外壁表面孔穴的排列有疏有密，且形状各异。双内孔或单内孔和异极是齿缘草属进化的本质体现。锚刺果属和糙草属的孔膜均升高，而糙草属的花粉外壁表面平滑，孔膜具颗粒状纹饰。同时，齿缘草属的雌蕊基金字塔状或半球状，小坚果两面体型；微孔草属的雌蕊基近平或低金字塔状，小坚果两侧稍压偏。微孔草属的小坚果着生面在其基部至顶部；锚刺果属的雌蕊基微凸，小坚果着生面在腹部，且有锚状刺；糙草属的雌蕊基钻状，小坚果着生面位于腹面近顶端。可见花粉形态特征与这些分类性状是吻合的。

在齿缘草属花粉中具有双内孔现象，这不仅在属内第一次观察到，而且在紫草科中也是首次报道。双内孔现象，Sahay (1979) 和 Erdtman (1952) 均在苦槛蓝科 Myoporaceae 中观察到，但均未论及双内孔在花粉形态学上的意义。Sahay (1979)在描述紫草科的两属 *Rhabdia* 和 *Plagiobothrys* 的花粉时分别用了 Tricolpate (two colpi with two breaks)和 Tricolporate with three colpoid breaks，并没有象描述苦槛蓝科的 *Pholidia*，*Myoporum* 和 *Eremophila* 那样明确地指出双内孔 (two ora 或 diorate)，他认为 tricolpate (two colpi with two breaks)来源于三沟花粉类型，而 tricolporate with three colpoid breaks 是从三孔沟和三假沟演化来的。

附录：凭证标本 Appendix: Voucher Specimens

1. 微孔草 *Microula sikkimensis* (Clarke) Hemsl.
青藏队植被组 172，1974 年采于西藏 (Tibet)。
2. 卵叶微孔草 *M. ovalifolia* (Bur. et Franch.) Johnst.
罗达尚等 800612，1980 年采于青海 (Qinhai)。
3. 甘青微孔草 *M. pseudotrichocarpa* W. T. Wang
张永田等 1969，1965 年采于拉萨 (Tibet)。
4. 木里微孔草 *M. muliensis* W. T. Wang
7757，1937 年采于云南 (Yunnan)。
5. 鹤庆微孔草 *M. myosotidea* (Franch.) Johnst.
28743，1930 年采于云南 (Yunnan)。
6. 巴塘微孔草 *M. ciliaris* (Bur. et Franch.) Johnst.
四川省植被调查队 1824，1973 年采于四川 (Sichuan)。
7. 小微孔草 *M. younghusbandii* Duthie
关克俭等 683，1963 年采于四川 (Sichuan)。
8. 长圆微孔草 *M. oblongifolia* Hand.-Mazz.
横断山队 01664，1987 年采于云南 (Yunnan)。
9. 疏散微孔草 *M. diffusa* (Maxim.) Johnst.
罗达尚等 800838，1980 年采于青海 (Qinhai)。
10. 多花微孔草 *M. floribunda* W. T. Wang
青藏队 10927，1976 年采于西藏 (Tibet)。
11. 长筒微孔草 *M. longituba* W. T. Wang
青藏队 12095，1976 年采于西藏 (Tibet)。
12. 长果微孔草 *M. turbinata* W. T. Wang
李 10837，1958 年采于四川 (Sichuan)。
13. 宽苞微孔草 *M. tangutica* Maxim.
钟补求 8980，1958 年采于青海 (Sichuan)。
14. 西藏微孔草 *M. tibetica* Benth.
采集号 54001，1972 年采于西藏 (Tibet)。
15. 无孔微孔草 *M. efoveolata* W. T. Wang
T. T. Y73038，1937 年采于云南 (Yunnan)。
16. 长叶微孔草 *M. trichocarpa* (Maxim.) Johnst.
郭本兆 7413，1970 年采于青海 (Qinhai)。
17. 石生齿缘草 *Eritrichium rupestre* (Pall.) Bge.
采集号 2298，1959 年采于北京 (Beijing)。
18. 灰毛齿缘草 *E. canum* (Benth.) Kitamura
西藏中药普查队 708，1972 年采于西藏 (Tibet)。
19. 钝叶齿缘草 *E. incanum* (Turcz) DC.
吉林师大生物系 682，1962 年采于大兴安岭 (Mount Da Hinggan)。
20. 针刺齿缘草 *E. aciculare* Lian et J. Q. Wang
柯叶琪 3639，1953 年采于甘肃 (Gansu)。
21. 卵萼假鹤虱 *E. uncinatum* (Bnth.) Lian et J. Q. Wang
昆明植物所 750267，1975 年采于西藏 (Tibet)。
22. 锚刺果 *Actinocarya tibetica* Benth.
罗达尚 800787，1980 年采于青海 (Qinhai)。
23. 糙草 *Asperugo procumbens* L.
青甘队 1312，1959 年采于青海 (Qinhai)。

参 考 文 献

[1] 中国科学院植物研究所形态室孢粉组，1960：中国植物花粉形态。科学出版社，北京。
[2] 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组等，1982：中国热带亚热带被子植物花粉形态。科学出版社，北京。
[3] 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组译，1980：孢粉学译丛，第一卷。科学出版社，北京。
[4] 王文采等，1989：中国植物志，第六十四卷第二分册。科学出版社，北京。
[5] 王文采，1980：微孔草属的研究。植物分类学报，18(3)：266—281。
[6] 席以珍，1984：紫草科伏地菜族的花粉形态研究。植物研究，4(3)：69—81。
[7] Banerjee, S. P. & Banerjee, R. N., 1976: A Taxonomic Revision of Indian Microula Benth. *Bull. Bot. Surv. India* **15**: 71—75.
[8] Bentham, B. et Hook. f., 1876: Genera Plantarum. Vol.2, Pars 1—2:853. Reeve & Co. London.
[9] Clarke, G. C. S., 1977: the NEPF 10: Boraginaceae. *Rev. Palaeobot. Palyn.* **24**(2): NRPF 59—101.
[10] Erdtman, G., 1952: Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperm. Almquist & Wiksells, Stockholm.
[11] Erdtman, G., 1969: Handbook of palynology. Munksgaard, Copenhagen.

[12] Faegri, K. and Iversen, J., 1950: Text-book of Modern Pollen Analysis. Ejnar Munksgad, Copenhagen.

[13] Gupta, G. P., 1971: Studies of Indian Pollen Grains: IV. Boraginaceae. *Geophytology* **1**(2): 127—134.

[14] Nowicke, J. W. and Miller, J. S., 1990: Pollen Morphology of the Cordioideae (Boraginaceae). Auxemma, Cordia and Patagonula. Pl. Syst. Evol. (Suppl. 5): 103—121.

[15] Nowicke, J. W. and Skvarla, J. J., 1974: A Palynological Investigation of the Genus Tournefortia (Boraginaceae). *Amer. J. Bot.*, **61**(9): 1021—1036.

[16] Sahay, S. K., 1979: Palynotaxonomy of Boraginaceae and Some other Families of Tubiflorae. *Biol. Mem.* **4**(1/2): 117—205.

[17] Shishkin, B. K., 1984: Flora of the USSR. English Translation. Keter press, Keter Publishing House Jerusalem Ltd..

图版说明 Explanation of Plates

Plate 1 1. *Microula sikkimensis*, ×5200; 2. *M. ovalifolia*, ×5200; 3—4. *M. pseudotrichocarpa*, ×5200; 5. *M. muliensis*, ×8700; 6. *M. myosotidea*, ×8700; 7. *M. pseudotrichicarpa*, ×17000; 8. *M. ovalifolia*, ×17000; 9. *M. myosotidea*, ×17000.

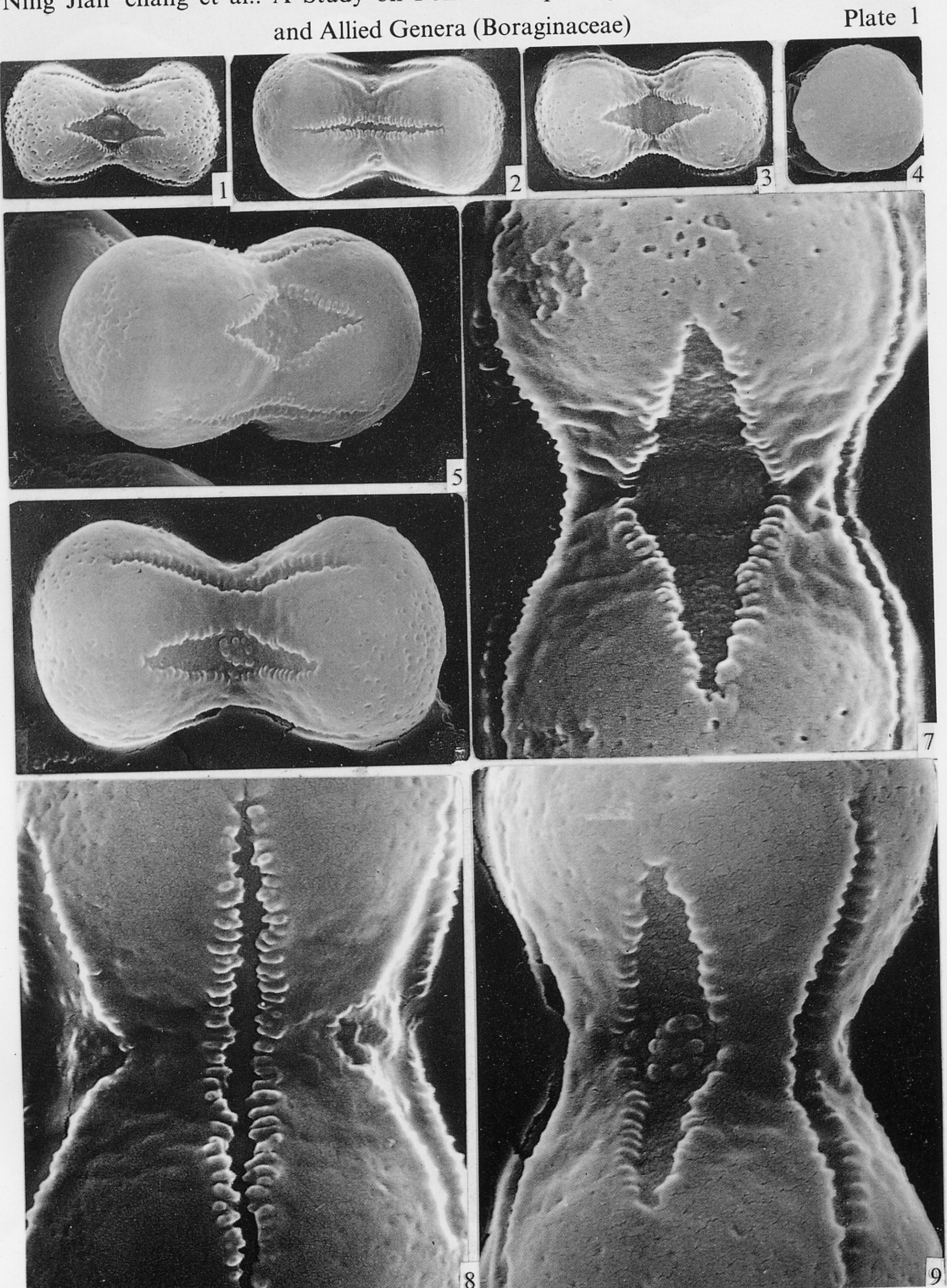
Plate 2 10—11. *M. ciliaris*, 10. ×8700, 11. ×17000; 12—13. *M. younghusbandii*, 12. ×8700, 13. ×17000; 14—15. *M. oblongifolia*, 14. ×17000, 15. ×8700.

Plate 3 16. *M. diffusa*, ×5200; 17,19—20. *M. floribunda*, 17,19. ×8700, 20. ×17000; 18. *M. longituba*, ×8700; 21—22. *M. turbinata*, 21. ×8700, 22. ×17000.

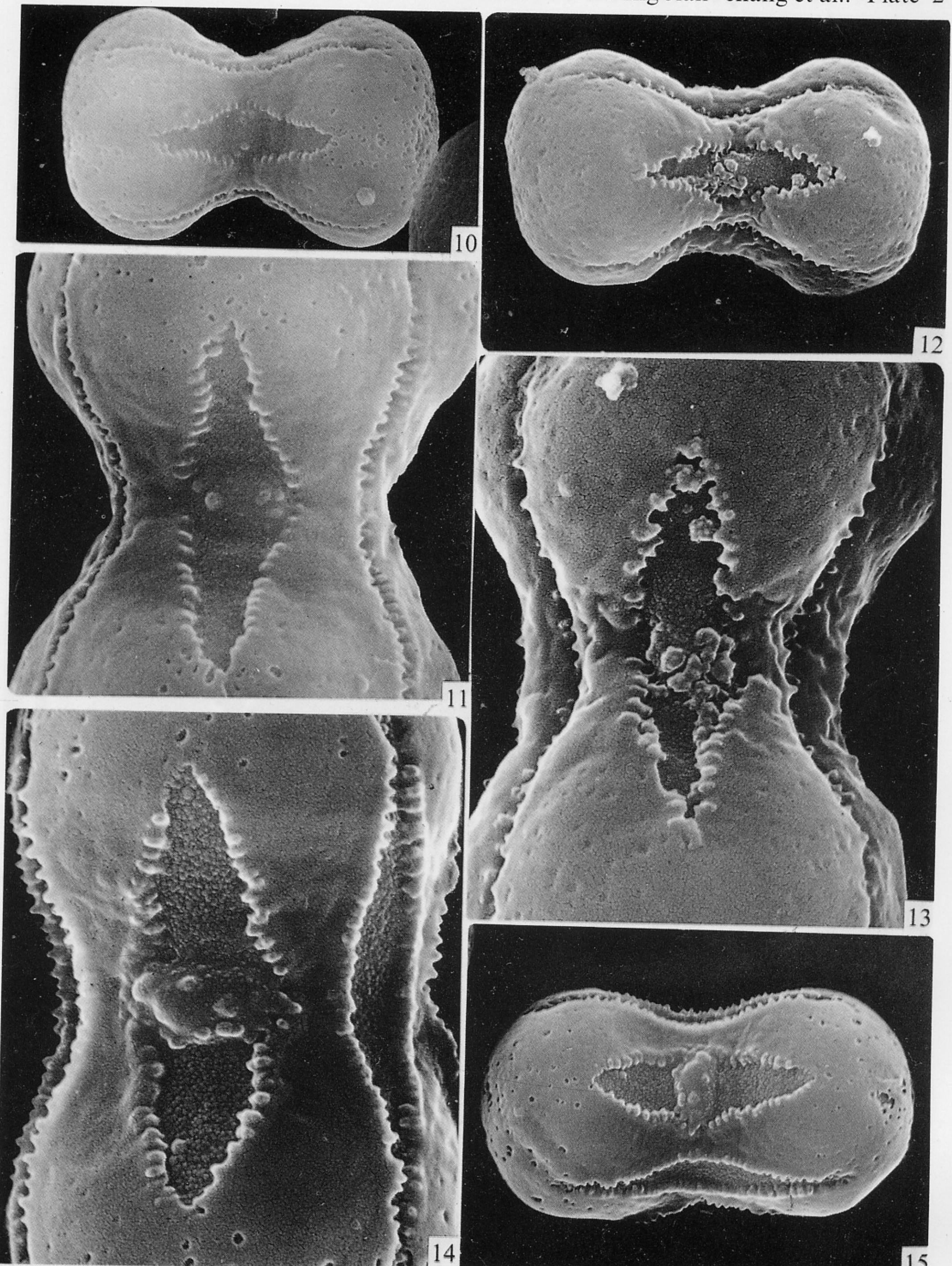
Plate 4 23—24. *M. tangutica*, 23. ×5200, 24. ×17000; 25. *M. tibetica*, ×5200; 26. *M. trichocarpa*, ×8500; 27. *M. efoveolata*, ×17000; 28. *Asperugo procumbens*, ×8700; 29—30. *Actinocarya tibetica*, ×8500.

Plate 5 31. *Eritrichium canum*, ×8700; 32. *E. rupestre*, ×6800; 33—34. *E. incanum*, 33. ×8700, 34. ×17000; 35—36. *E. aciculare*, 35. ×17000, 36. ×8700.

Plate 6 37—38. *M. pseudotrichicarpa*; 39—40. *M. tangutica*; 41. *M. tibetica*; 42—45. *M. sikkimensis*, 44. ×50000, 45. ×13700; 48—51. *M. trichocarpa*, 50. ×28600, 51. ×21700; 56. *M. ovalifolia*; 46—47. *E. uncinatum*, 46. ×24200, 47. ×25600; 52—53, 58—59. *E. rupestre*, 52. ×24400, 53. ×16000; 57, 60. *E. canum*; 54—55.. *Actinocarya tibetica*. 37—43, 48—49, 54—60. ×1000.



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text

16
17
18
19
21
20
22

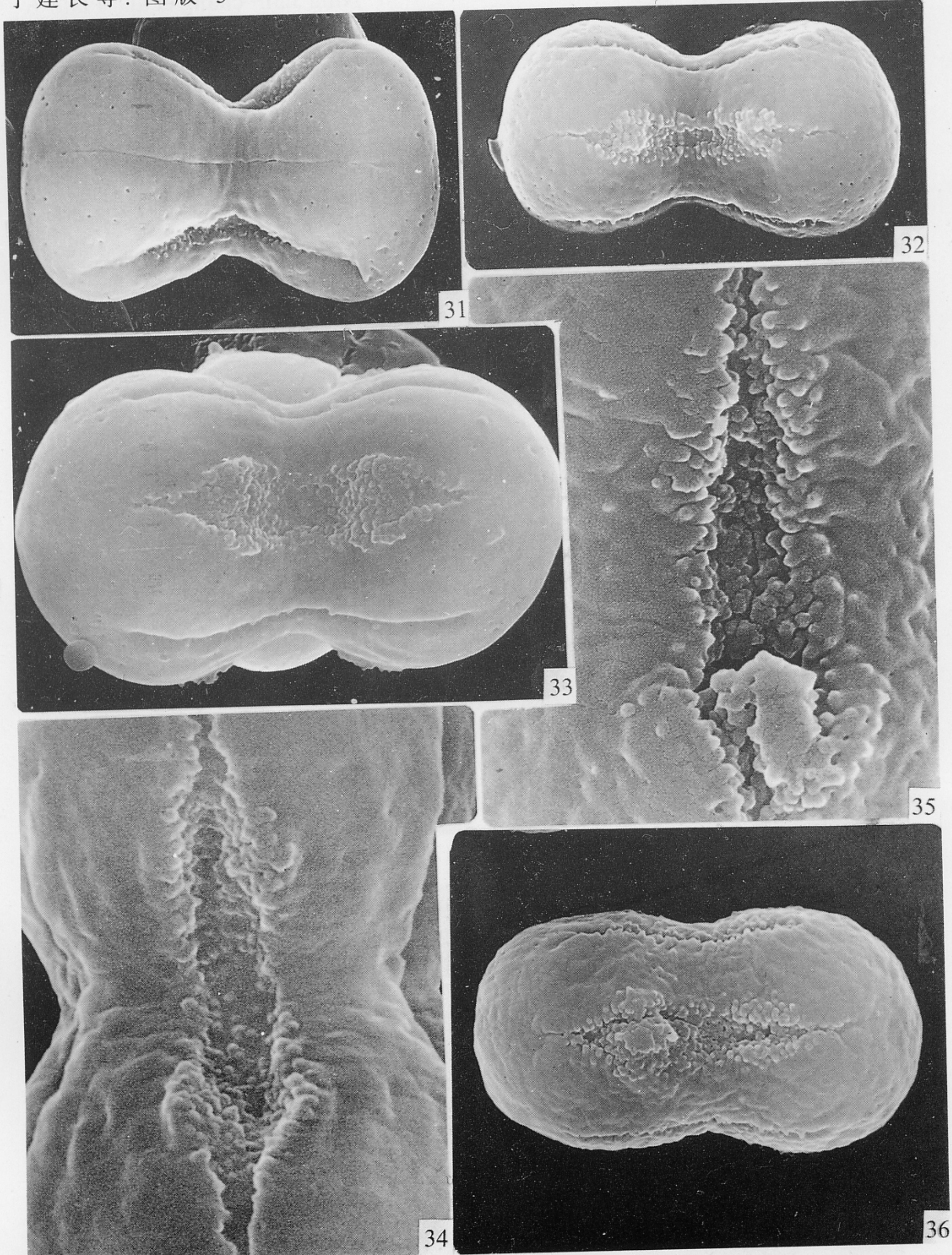
see explanation at the end of text

23 25 26

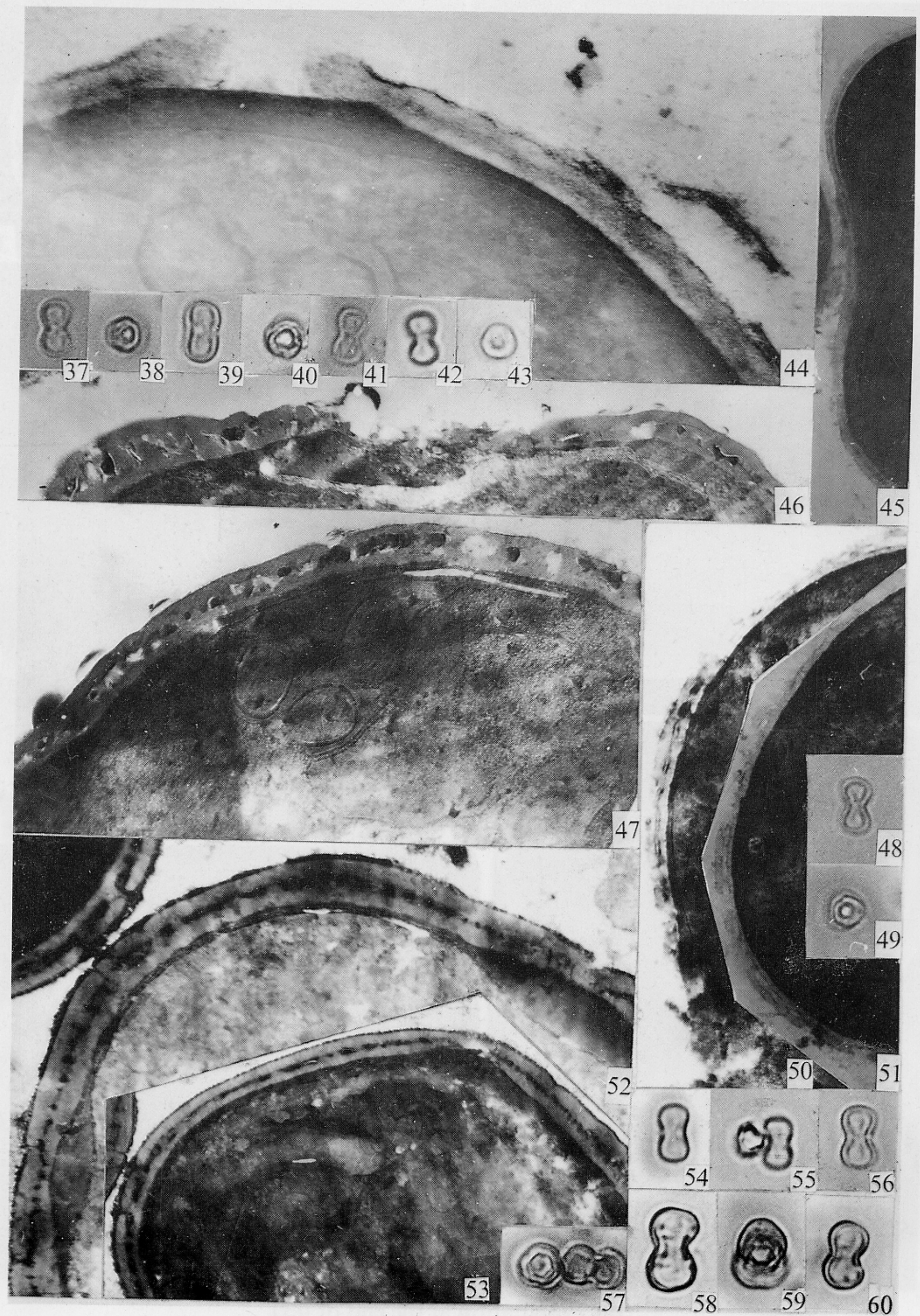
24 27

28 29 30

see explanation at the end of text



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text